# LE TÉGUMENT SÉMINAL DE QUELQUES CAMPANULACÉES ; ÉTUDE AU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE A BALAYAGE

A. GESLOT

GESLOT, A. — 28.01.1980. Le tégument séminal de quelques campanulacées : étude au microscope électronique à balayage, Adansonia, ser. 2, 19 (3) : 307-318. Paris. ISSN 0001-804X.

Risund: ¿L'examen de la morphologie du spermoderme de 16 taxons des soussections Heterophila (Wit.) Fed., Campanularim (Small) Fed. et Eucodon (DC.) Fed. du genre Campanula L. au microscope électronique à balayage (MEB) montre qu'à chaque sous-exciton correspond un type particulier, toujours monostrate, de légament s'eminal. A l'intérieur des sous-sections Campanularium et Eucodine, et compté tent du nombre restrende de troons examilées, les variamais ne permettent pourtant pas d'individualiser chaque taxon, suif peut-être C. rancimonnais et c. C. cochémitélia.

Asstract: The author studies the spermoderm of some Campanulus species with the aid of SEM. Ten taxs of the subsection Metrophyla (Wit), Fed. are studied, four of the subsection Campanulustrum (Small) Fed., and two of the subsection Leaving of the Sea o

Alain Geslot, Service 462, Laboratoire de Taxinomie et Cytogénétique végétales, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 4, France.

Dans le but de clarifier la systématique particulièrement complexe des Campanula de la sous-section Heterophylla (Wit.) Fed., de nombreux travaux ont été réalisés, mettant en œuvre des disciplines variées comme la cytologie et la cytogénétique (BÖCHE, 1960 et travaux antérieurs; GESLOT, 1973), la palynologie (GESLOT & MÉDUS, 1971; HUBAC, 1972), la phytosociologie et l'écologie (BAUDIÈR, GESLOT & al., 1973; NEGRE & GESLOT, 1975, 1976). Certains, plus synthétiques s'appuient sur les méthodes traditionnelles de la taxonnomie (PODLECH, 1965; KONANDA, 1970 et travaux antérieurs; GESLOT, 1971), d'autres sur des techniques numériques (HUBAC, 1975 et travaux antérieurs). Le microscope électronique à balayage qui facilite considérablement la recherche de microcaractères anatomiques a déjà été utilisé avec succès pour l'étude de la morphologie pollinique de ces taxons (GESLOT & MÉDUS, 1974). L'examen des téguments séminaux fait l'objet de la présente note. Dans ce but, le seermoderme de nueleuse campanules des soussections Heterophylla (Wit.) Fed. mais aussi, à titre de comparaison, des sous-sections Campanulastrum (Small) Fed. et Eucodon (DC.) Fed., a été examiné à l'aide du MEB.

### ORIGINE DU MATÉRIEL

- Les graines étudiées ont été récoltées dans les localités indiquées ci-dessous : C. persicifolia L. subsp. persicifolia: France, Pyrénées-Orientales, Chaos de Targasonne
- (Geslot 7214 bis). C. lusitanica L., in Loefl. subsp. lusitanica: Espagne, province de Madrid, Manzanares
- el Réal (Geslot 7203). C. rapunculus L.: France, Pyrénées-Orientales, Col de l'Ouillat (Geslot 6901).
- C. patula L. subsp. patula: France, Haute-Garonne, Cazeaux de Larboust (Geslot 69104).
- C. latifolia L.: France, Haute-Garonne, Hospice de France (Geslot 69103).
- C. rapunculoides L.: France, Var, Massif de la Sainte-Baume (Geslot 7701).
- C. linifolia Lam.: Espagne, province de Huesca, Peña de Literola (Geslot 7318).
  C. precatoria Timb.-Lagr.: France, Ariège, Col des Pailhères (Geslot 7220).
- C. hispanica Willk, subsp. hispanica: Espagne, province de Huesca, Vallée d'Ordesa (Geslot 7119).
  - C. ruscinonensis Timb.-Lagr.: France, Pyrénées-Orientales, Notre-Dame de Consolation (Geslot 69180).
  - C. macrorhiza J. Gay ex A. DC.: France, Vaucluse, Combe de Venasque (Geslot 1000).
- Conheurofinia L. Lay va. 1. E. France, Hautes-Pyrénées, Col du Tourmalet (Gestor 7015).

  Conheurifolia Lam.: France, Hautes-Pyrénées, Col du Tourmalet (Gestor 7015).

  C. jaubertiana Timb-Lagr.: Andorre, sommet du Pic Casamanya (Gestor 734).

  C. temocodom Boiss. & Reut.: France, Alpe-Martimes, Col de Salése (Gestor 770).

  C. rotundifolia L.: France, Pyrénées-Orientales, Joncet (Gestor 70172).

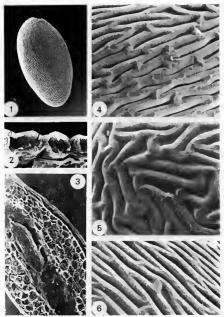
- C. rotundifolia L.: France, Haute-Garonne, Forêt de Superbagnères (Geslot 69101). C. ficarioides Timb.-Lagr.: Andorre, Port d'Envalira (Geslot 6984).
- C. rhomboidalis L.: France, Isère, Bourg d'Oisans (Geslot 7728).

### TECHNIQUE D'ÉTUDE

Les graines, ou les coupes de graines, soigneusement sélectionnées sous la loupe binoculaire afin d'éliminer celles qui seraient mal conformées, ont été lavées et déshydratées dans plusieurs bains successifs, de plus en plus concentrés, d'alcool éthylique puis d'acétate d'amyle. Une trentaine par espèce ont ensuite été fixées sur les porte-échantillons à l'aide d'une bande adhésive double face et métallisées à l'or-palladium à 400 Å (2 mn 30 à 160 V et 25 mA).

L'examen des structures superficielles de la testa des graines a été conduit1 en tenant compte, en particulier, des observations de COUDERC (1974) relatives aux précautions d'interprétation des images obtenues par MEB.

 Le microscope électronique à balayage (Philips type P.S.E.M. 500s) utilisé pour cette étude est celui du Service Commun de Microscopie de la Faculté des Sciences et Techniques de SI-Jérôme à Marseille. Nous profitons de celte occasion pour remercier MM. De NANTES et Passerel qui nous ont initiés à son maniement ainsi que M. J. Alyaet qui a assuré le traitement des documents photographiques.



Pl. 1. — Graine et tégiment séminal de C. rotundédais 1., sétraploide (†) 8.), hexaploide (e) 1., vue de la gamine × 90.2, Coupe transversale du tégiment in out nettrement les suissississements des parois radules (¢) e it e collapsus des parois tangentielles supérieures (v) × 820.3, coupe longitudientle, montrant le tégiment séminal monostrate, l'aboune médian de la graine × 420.5, síd, su nieux de l'extrémité × 420.6, détait du tégiment séminal d'un C. rotundéfule textaploide : les cellules sont plus longieux que sur la planet 4.

### RÉSULTATS

## 1. CARACTÈRES MACROSCOPIQUES DES GRAINES.

TAILLE. — Les graines examinées dans ce travail du point de vue de la morphologie externe de leur tégument présentent, par ailleurs, des différences de tailles très significatives.

Les chiffres du tableau annexe représentent la moyenne des mesures de la plus grande dimension de 50 graines prises au hasard, par taxons. Dans le cas de la sous-section Heterophylla où toutes les graines ont des dimensions très voisines, l'unique chiffre indiqué représente la moyenne de 600 mesures. Les intervalles de confiance des moyennes sont donnés au coefficient de sécurité de 99 %.

FORME. — Les taxons qui composent ici les sous-sections Heterophylla et Campanulastrum ont tous des graines ovoïdes, plus ou moins allongées (Pl. 1, 1; Pl. 2, 1; Pl. 3, 1, 5), quelquefois presque fusiformes (Pl. 2, 1), à section transversale circulaire.

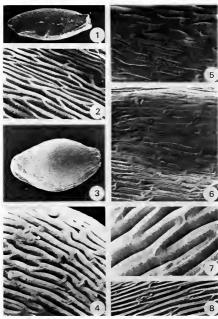
A une extrémité, le hile est nettement marqué (Pl. 3, 1) et le raphé est en général visible. Les graines des taxons de la sous-section Eucodon, outre leur taille supérieure, sont oblongues et aplaties et leur section transversale est lenticulaire (Pl. 4, 1).

COULEUR. — La pigmentation brune apparaît progressivement pendant la maturation de la graine. La nuance finale n'est pas, en général, caractéristique d'un taxon, hormis quelques cas particuliers, ainsi les graines de C. maronthias sont souvent d'un brun très clair, couleur de miel, qui contraste avec le brun presque fuligineux de celles de C. jaubertiana et parfois de C. conhientifolia. La couleur la plus fréquent ces brun-noisette lumineux.

### 2. OBSERVATIONS AU MEB.

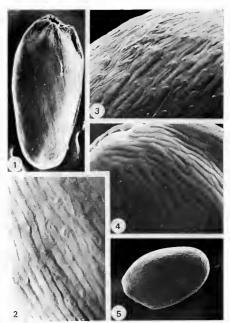
# Exemple type ; C. rotundifolia. — Interprétation des structures.

Vu à un faible grossissement, le spermoderne est agencé en un réseau cellulaire dense qui apparaît en relief [Pl. 1, Pl. Cet aspect réticulé est dû au fait que les minces parois tangentielles supérieures des cellules sont fortement déprimées soulignant ainsi les contours cellulaires matérialisés par les parois radiales épaissics. Brasson & PATERSON (1976, 1977) notent un aspect semblable du spermoderne des graines de divers Vaccinhum etient de nombreux autres exemples similaires tirés de la littérature. Selon ces auteurs, cet aspect particulier ne se rencontre pas chez les graines immatures : le collapsus des parois tangentielles supérieures est un phénomène naturel qui peut se produire lors de la maturation des graines dans le fruit sous l'effet de la déshydratation; il est également fréquent quel que soi l'âge physiologique des graines, à la suite de la préparation des semences pour l'observation au MEB.



Pl. 2.— Graines et féguments séminaux des campanules de la sous-section Heterophylla (ViL), Fed.; 1 et 8., C ruscionessès, vue de la graine et détail du régument séminal y 90 et 402; 2, C, rhomboldalis, détail du tégument séminal x 50 et 8, C, jaubertinau, vue de la graine et detail du tégument séminal x 50 et 90, 4, C macrorhiza, détail du tegument séminal x 50 et 90, 4, C macrorhiza, détail du tegument séminal x 50 et 90, 4, C macrorhiza, détail du tégument séminal x 420; 6, C. occhétarifolis, détail du tégument séminal x 820.

SECTIONS (BOISSIER, 1875)	Sous-sections (Fedorov, 1957)	TAXONS	Nombres Chromosomiques Somatiques (2n)	Tailles moyennes (en mm) X ± 2,6 Sm
RAPUNCULUS	Campanulastrum	C. persicifalia L. subsp. persicifalia. C. lusitanica L., in Loefl. subsp. lusitanica . C. rapanculus L. C. patula L. subsp. patula	16 18 20 20	0,743 ± 0,012 0,489 ± 0,009 0,61 ± 0,014 0,766 ± 0,017
MEDIUM	Eucodon , , , , ,	C. latifolia L	34 102	2,02 + 0,013 1,59 ± 0,045
	Heterophylla	C. Imifolia Lam. C. precatoria TimbLagr. C. precatoria TimbLagr. C. unceronia Yillis. subsp. hispanica C. unceronia J. Gay C. macronia J. Gay C. preceded to the subsp. hispanica C. stomocodon Boiss. & Reut. C. rotundifolia L. C. rotundifolia L. C. fearboids TimbLagr.	34 34 34 34 34 34 34 34 36 88 102	0,823 ± 0,033



Pl. 3. — Graines et téguments séminaux des campanules de la sous-section Campanulastrum (Small) Fed.; 1 et 2, C. parula, graine et détail du tégument séminal × 100 et 420; 3, C. lusitanica, détail du tégument séminal × 420; 4 et 5, C. persicifolia, détail du tégument séminal et vue de la graine × 420 et 50.

Afin d'avoir l'assurance que la configuration superficielle du tégument séminal tel qu'elle apparaît au MEB correspond bien à la réalité, de larges fragments isolés de tégument, n'ayant subi aucune préparation préalable, ont été examinés au microscope photonique. Ces fragments, colorés au Violet cristali, montrent très nettement l'épaississement des parois radiales de chaque cellule autour de la lamelle movenne. Un test à la phloroglucine chlorhydrique révèle que ces épaississements renferment de la lignine. Des coupes transversales et longitudinales effectuées dans ces mêmes graines et examinées en microscopies photonique (sans préparation particulière) et électronique (après préparation spéciale) (Pl. 1, 2, 3) montrent enfin, de la même facon. l'affaissement des minces parois tangentielles supérieures; elles permettent également de constater que le spermoderme est monostrate<sup>2</sup>. En outre, il semble bien que les méthodes de préparation n'altèrent pratiquement pas les structures superficielles du tégument des graines. On peut donc considérer que les images obtenues par l'intermédiaire du MEB correspondent bien à la réalité.

Comme il a été dit plus haut, le spermoderme de Campanula rotundifolia<sup>8</sup> est donc finement réticulé. Ce réseau, très nettement souligné par les parois radiales des cellules est plus régulier (Pl. 1, 4, 6) dans la partie moyenne de la graine qu'aux extrémités où les cellules sont plus courtes et surtout plus contournées (Pl. 1, 5). Pour une meilleure compréhension. seules les cellules de la partie moyenne seront prises en considération lors

des comparaisons entre taxons.

Dans le cas présent, elles sont allongées dans le sens du grand axe de la graine et leurs parois radiales, qui suivent un tracé légèrement sinueux. laissent voir les lamelles moyennes qui apparaissent en légère surimpression. Chaque lumière cellulaire telle qu'elle est révélée par le collapsus des parois tangentielles supérieures dessine un sillon dont la largeur moyenne est sensiblement égale à celle des parois radiales qui l'entourent.

VARIATIONS AUTOUR DU TYPE C. rotundifolia AU SEIN DE LA SOUS-SECTION Heterophylla,

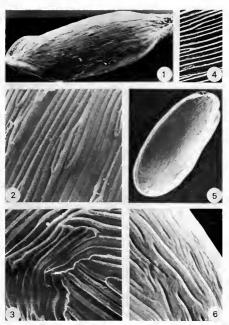
Le tégument des graines de toutes ces campanules ne présente pas de différences d'ordre structural. Les variations observées portent essentiellement sur le relief apparent des parois radiales, l'épaisseur de celles-ci

et, par voie de conséquence, la forme de la lumière cellulaire.

Comme celles de C. rotundifolia, les parois radiales des cellules du spermoderme des graines de C. rhomboidalis (Pl. 2, 2), C. hispanica, C. ficarioides (Pl. 2, 7), C. precatoria, C. linifolia, C. macrorhiza (Pl. 2, 4), et C. jaubertiana (Pl. 2, 8), apparaissent nettement en relief, alors que celles de C. cochleariifolia (Pl. 2, 6), C. stenocodon et C. ruscinonensis (Pl. 2, 5)

<sup>1.</sup> Colorant nº 42.555 du Color Index de la Society of Dyers and Colouris1s, 2º édițion. 2. L'ovule des Campanulacées est également unitegminé

<sup>3.</sup> Les graines dont il est question ici proviennent d'un individu tetraploide (Geslot 70172). La structure est la même pour l'échantillon hexaploide (Gestot 69101), mais les cellules sont de plus grandes dimensions. Avant d'être généralisée, cette remarque demande à être vérifiée sur de nombreux échanlillons des deux cytotypes.



Pl. 4. — Graines et téguments séminaux des campanules des sous-sections Campanularirum (Small) Fed. et Eucodon (DC.) Fed. — Crappincaloides: 1, vou de la graine × 25; 2, détail du tégument séminal au niveau de la partie médiane de la graine x 420; 3, de, au unu de l'extremité x 420. — C hatifolia: 4, détail du tégument séminal, partie médiane x 420. — C. Institutes : 5 vue de la graine x 100; 6, détail du tégument séminal, partie médiane x 420.

émergent à peine. En ce qui concerne l'épaississement des parois, le type « roundifolia » se rencontre également chez C. rhomboidalis (Pl. 2, 2), C. hispanica, C. linifolia, C. stenocodon et à un degré moindre. C. jaubertiana (Pl. 2, 8) Pour toutes ces espèces, la coupe transversale d'une cellule de la zone médiane montrerait, au niveau de la lumière cellulaire, un profil en forme de U à fond plus ou moins plat. Le profil serait par contre en forme de V pour C. macrorhita (Pl. 2, 4). C. precatoria et C. ficarioides (Pl. 2, 7) dont les parois paraissent davantage épaissies à la base. C. ruxcinonensis (Pl. 2, 5) et C. cochlearitfolia (Pl. 2, 6) constituent des cas particuliers : lis montrent des parois très épaissies mais, alors que chez le premier les lumières cellulaires paraissent profondément creusées dans le tégument, chez le second elles s'impriment à peine à as surface, préfigurant ainsi la morphologie du tégument séminal des campanules de la sous-section Campanulastrum.

## Sous-section Campanulastrum.

Quatre taxons composent cette sous-section qui est très hétérogène sur le plan carvologique : x = 8 pour C. persicifolia : x = 10 pour C. patula et C. rapunculus; x = 9 pour C. lusitanica. Selon Fernandes (1962), ce dernier nombre dériverait, par polysomie, de x = 8. Plus fondée paraît la théorie de GADELLA (1965) qui se base, à la fois, sur l'étroite ressemblance morphologique de C. lusitanica (x = 9)1 et de C. transtagana R. Fernandes  $(x = 10)^1$ , et sur la similarité des longueurs des chromosomes de ces deux espèces et de ceux des campanules de la série à x = 10, pour le faire provenir de ce dernier génome. A cette diversité chromosomique correspond, sur le plan de la morphologie des téguments séminaux, une très forte homogénéité dont le trait dominant est l'absence quasi-totale de collapsus des parois tangentielles supérieures. Seuls subsistent, chez C. histanica (Pl. 3, 3 et Pl. 4, 6) de fins sillons marquant le niveau de chaque lumière cellulaire. Chez toutes les autres espèces les parois tangentielles sont légèrement bombées. Dans tous les cas, les parois radiales dessinent un réseau qui — contrairement aux exemples précédents — apparaît en creux (Pl. 3, 4, en particulier). La surface du tégument est par ailleurs très finement plissée (Pl. 3, 2). La trace des lamelles movennes n'est pas visible.

### Sous-section Eucodon.

Deux taxons font partie de cette sous-section : C. latifolia, diploïde et C, rapunculoides, hexaploïde. Tous deux ont le même nombre gamétique x=17.

La morphologie des téguments séminaux de ces deux taxons est très caractéristique mais ne permet pas, à elle seule, de les différencier l'un de l'autre (Pl. 4, 2-4). Sur la partie médiane de la graine et suivant son grand

Dans le volume 4 de Flora Europea (1976) ces deux taxons ont été réunis par FEDEROV ;
 ils constituent les deux sous-espèces de C. lustianica L., in Loell.

axe, les cellules du spermoderme sont considérablement allongées et paralèles les unes aux autres. Leurs parois radiales hautes et régulièrement épaissies font nettement saillie, soulignées par l'important collapsus des parois tangentielles superficielles. Les lamelles moyennes ne sont pas visibles. Aux extrémités, les cellules, plus courtes sont três contournées (Pl. 4, 3). Vue à un faible grossissement, la graine paraît ainsi régulièrement et très finement striée (Pl. 4, I).

### CONCLUSION

Le MEB offrant à la fois un pouvoir de résolution élevé et une grande profondeur de champ, est un instrument privilégié pour l'examen des téguments séminaux. Son utilisation pour cette étude a permis d'établir les différents points suivants, qui donnent une idée de l'intérêt de l'étude du spermoderme des Campanulaées.

- Tous les téguments séminaux des taxons étudiés sont monostrates.
- A chaque sous-section correspond un type particulier de tégument séminal.
- 3. Au sein de la sous-section Eucodon, C. latifolia et C. rapunculoides sont caractérisés par un spermoderme finement strié dont l'aspect est lié à l'important collapsus des parois tangentielles supérieures. Il n'est pas possible de différencier ces deux taxons en se basant uniquement sur l'examen des téguments séminaux.
- 4. Au sein de la sous-section Campanulaixrum, les taxons à x = 8, x = 9 et x = 10 ont tous un tégument séminal finement réticulé en creux. Cet aspect est consécutif à l'absence quasi-générale de collapsus des parois tangentielles supérieures. La morphologie du tégument de C. lusitanica subsp. lusitanica ne permet pas de le rapprocher davantage des campanules de la série à x = 8 que de celles à x = 10.
- 5. Au sein de la sous-section Heterophylla, l'examen de la surface des téguments séminaux des divers taxons montre un fin réseau dont les mailles s'inscrivent en relief. Selon les taxons considérés on peut noter des différences d'aspect dues, essentiellement, au degré et la forme de l'epaississement des parois radiales des cellules. Ces variations autour d'une structure de base sont cependant légères. Il ne serait pas réaliste, en l'absence d'étude appréofionée de la variation intraspécifique de la morphologie des spermodermes prenant en compte divers cytotypes et topodèmes, de prétendre pouvoir distinguer chaque taxon, sauf peutêtre C. ruscinonensis et C. cochleariffolia dont les téguments séminaux montrent une certaine originalité à la fois entre eux et par rapport à ceux des autres taxons.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUDIÈRE, A., GESLOT, A., GHIGLIONE, C. & NÉGRE, R., 1973. La pelouse à Festucar eskia en Pyrènées centrales et orientales : esquisse taxinomique et écologique, Act. Bot. Acad. Sc. Hung. 19 (1-4): 23-35.
- BIELAWSKA, H., 1973. Self fertilization in Campanula rotundifolia, Acta. Soc. Bot. Pol. 42 (2): 253-264.
- Böchis, T. W., 1966. Experimental and cytological studies on Plant species. XI. North Atlantic tetraploids of the Campanula rotundifolia complex, Am. Bot. Fenn. 3 (3): 287-298.
  - BOISSIER, P. E., 1875. Flora Orientalis sive enumeratio plantarum in oriente a Gracia et Aegypto ad India: Fines, III: 884-962, Geneva: et Basilae, A. Asher & Co. B. V., Amsterdam.
- BRISSON, J. D. & PETERSON, R. L., 1976. A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat, Scanning Electron Microscopy, 1976, Part VII, Proceeding of the Workshop on Plant Science Applications of the SEM IIT Research Institute, Chicago, III, April 1976: 477-495.
- BRISSON, J. D. & PETERSON, R. L., 1977. The scanning electron microscope and X-ray microanalysis in the study of seeds: a bibliography covering the period of 1987-1976, Scanning Electron Microscopy, Vol. II, Proceedings of the Workshop on the Biological Applications of the SEM/STEM IIT Research Institute, Chicago, Ill., March 1977: 697-712.
- COUDERC, H., 1974. Anamorphoses des images d'objets biologiques tridimensionnels observés au MEB, Jeol News 12 (1): 11-15.
- FEDOROV, A., 1957. Flora U.S.S.R. 24: 133-331, Moskva and Leningrad. FERNANDES, A., 1962. Sobre a cariologia de Campanula lusitanica L. ex Loeft. e C.
- transtagana R. Fernandes, Bol. Soc. Brot. 36: 129-137.

  GADELLA, T. W. J., 1964. Cytotaxonomic studies in the genus Campanula, Wentia
- ]: 1-104.
  GESLOT, A., 1971. Des Campanula gr. rotundifolia dans les Pyrénèes (Caryologie, Palvnologie, Morphologie). Thèse Doct. Sp., Université Aix-Marsaille.
- Gestor, A., 1973. Contribution à l'étude cytotaxinomique de Campanula rotundifolia

  L. dans les Pyrénées françaises et espagnoles, Phyton 15 (1-2): 127-143.
- GESLOT, A. & MÉDUS, J., 1971. Morphologie pollinique et nombre chromosomique dans la sous-section Heterophylla du genre Campanula, Can. J. Genet. Cytol. 13: 888-893.
- GESLOT, A. & MÉDUS, J., 1974. Quelques remarques sur les relations entre morphologie pollinique et potyploidie dans le genre Campanula sous-section Heterophylla, Rev. Paleobot. Palyn. 17: 233-243.
- HEWWOOO, V. H., 1971. The caracteristic of the Scanning Electron Microscope and their importance in biological studies in Scanning Electron Microscopy, Systematic and Evolutionary Applications, The systematic Association, special volume N° 4, Academic Press, London and New York.
- HUBAC, J. M., 1972. Relations entre les dimensions du pollen et le niveau de polyploidie dans le complexe de Campanula rotundifolia L. s.L., Bull. Soc. Bot. Fr. 119: 279-286.
- HUBAC, J. M., 1975. Le complexe du Campanula rotundifolia L. s.l.: Analyse morphologique, génétique et numérique. Discussion de ces résultats dans le cadre de la position systématique des Campanulacées, Thèse d'État, Université Paris Sud, Orsay.
- KOVANDA, M., 1970. Polyploidy and variations in the Campanula rotundifolia complex. Part II (Taxonomic). Revision of the group saxteols, lanceolate & alpitools in Czecho-slovakia and adjacent regions, Folia Geobot. Phytotax. Praha 5: 171-208.
- NEGRE, R. & GESLOT, A., 1975. Les campanules du groupe rotundifolia dans les groupements à Festuca eskia et à Festuca paniculata en Pyrénées centrales, Bol. Soc. Brot., ser. 2, 49 : 29-58.
- Niegre, R. & Geslot, A., 1976. Aperçu biogéographique sur les soulanes de Barron et de Ruda (Val d'Aran), Doc. Phytosociologiques, Lille 15-18: 77-86 ter.
- PODLECH, D., 1965. Revision der europaischen Vertreter der Subsect. Heterophylla (Wit) Fed. der Gattung Campanula L., Fed. Repert. 71: 50-187.